Anpassung als Vorgang

Von

W. HOESCH, Okahandja, S.-W.-Afrika

(Mit 3 Abbildungen)

Die nachfolgenden Ausführungen zum Problem der Artaufspaltung in kryptisch gefärbte Rassen sollen nicht mehr sein als ein Versuch, meine in 17jähriger zoologischer Feldarbeit an schutzgefärbten Tieren in Südwestafrika gemachten Beobachtungen zu deuten.

Die kryptisch gefärbten Bodentiere in der Namib-Wüste haben teils Art-, teils Rassencharakter. Nur die ersteren sind echte Wüstenformen, zur Ausbildung ihrer Schutztracht standen gewaltige Zeiträume zur Verfügung. Ihre morphologischen Merkmale sind in jedem Falle genetisch fixiert, und viele der für die Rassenaufspaltung denkmöglichen Evolutionsfaktoren (wie z. B. die „Klima-Regeln") sind auf eine Deutung ihrer Farbübereinstimmungen mit dem Untergrund nicht anwendbar. Die Grundtönung des Schutzkleides dieser endemischen Namib-Formen steht in noch geringerem Kontrast zur Bodenfarbe, als es bei Vertretern von Namib-Rassen weit verbreiteter Rassenkreise der Fall ist, wenn auch bei letzteren häufig die Schutzwirkung ihres Tarnkleides infolge konturenauflösender Musterung im Endeffekt gleich groß ist. Wenn diese endemischen Formen der Namib-Wüste (wie *Ammomanes grayi* und *Eupodotis rüppellii* unter den Vögeln, die Gattung *Gerbillus* unter den Säugern und die Species *Bitis peringueyi* und *Aporosaura anchietae* unter den Reptilien) trotzdem in die nachstehenden Ausführungen mit einbezogen wurden, so nur deshalb, weil die geologischen Verhältnisse — und somit vermutlich auch die Selektions-Voraussetzungen — in der Namib schon vor Hunderttausenden von Jahren die gleichen waren.

1. Der Vorgang der aktiven Anpassung

Nehmen wir einmal an, die wenigen Jahrtausende oder auch Jahrzehntausende, die für die Rassenaufspaltung zur Verfügung standen, hätten ausgereicht, durch Akkumulierung kaum wahrnehmbarer Farbabänderungen die Tarntrachten der heute lebenden Formen hervorzubringen und genetisch zu fixieren. Mutationen, von denen (nach J. Huxley) auf 1000 nutzlose oder schädliche nur eine günstige kommt, hätten das Rohmaterial für diesen entwicklungsgeschichtlichen Vorgang geliefert und die natürliche Auslese habe die Entwicklungsrichtung bestimmt. — Ist nun die Bevorteilung der Träger von Tarntrachten im Daseinskampf wirklich so groß, daß solch nüancierte Anpassungen, wie wir sie hier in Südwestafrika haben, durch Auslese-Vorgänge herausgefeilt worden sein können?

Wie bereits in einer früheren Arbeit betont wurde (Hoesch, 1956), darf der selektive Wert der Schutzfärbung als solcher schon deshalb nicht zu hoch bewertet werden, weil auch bei schutzgefärbten Tieren ein den je-

weiligen Umweltsverhältnissen angepaßtes Verhalten einem weit stärkeren Selektionsdruck ausgesetzt ist als die Körperfarbe selbst. Das Ausnutzen der durch die eigene Färbung festgelegten Möglichkeiten, sich der Umwelt anzupassen, und das Vermeiden von Bewegungen, die Beutehandlungen von Feinden auslösen könnten, verleiht der Schutzfärbung in den meisten Fällen erst ihren selektiven Wert. Als Beispiele hierfür wurden die Verhaltensweisen verschiedener Lerchen- und Gecko-Arten aufgeführt, die aktiv gleichgefärbten Untergrund aufsuchen. Hierhin gehört auch das Verhalten verschiedener rindenfarbiger Vögel und Reptilien. Die kleine Weißgesicht-Ohreule *(Otus leucotis granti)* macht sich beim Erblicken eines Menschen in betonter Weise lang und schmal, „um einem Aststumpf zu gleichen". Ziegenmelker setzen sich in Längsrichtung auf den Ast.

Ein besonders interessantes Bild des Zusammenspiels von Färbung und Verhalten zeigt unser Südwester *Chamaeleo dilepis.* Ihm ist bekanntlich die Möglichkeit gegeben, Farbübereinstimmungen in doppelter Weise herbeizuführen; durch Aufsuchen einer für Tarnzwecke geeigneten Unterlage und durch aktive Farbanpassung mittels physiologischem Farbwechsel, also durch unterschiedliche Ausdehnung und Lagerung des Pigments in den Chromatophoren. Neben verschiedenen, den Grad der Erregung widerspiegelnden Farb„mustern" zeigt dieses Chamäleon zwei Farben, die mit Anpassungshandlungen gekoppelt sind: 1. eine Grünfärbung bei gleichzeitigem, gerichteten Aufsuchen belaubter Zweige und 2. eine rindenfarbene Schutztracht, gekoppelt mit einem Sich-Verstecken hinter Ästen. Im letzteren Fall ist das Zusammenspiel von Farbwechsel und Verhalten besonders aufschlußreich. Der ganze Vorgang rollt aber nur vollendet ab, wenn sich das Chamäleon seinem Hauptfeind, der Baumschlange *Dispholidus typus,* in auswegloser Situation gegenübersieht. Beide Tiere, Chamäleon und Baumschlange, von welch letzterer ich zwei ausgewachsene grüne Exemplare zu Beobachtungszwecken halte und nur mit Chamäleons füttere, da sie andere Nahrung verschmähen, beide Tiere erkennen einander im allgemeinen auch ohne Bewegung sofort nach dem Zusammensetzen. Das Chamäleon reagiert zunächst auf den Anblick der Schlange mit Einnahme einer Schreckstellung und Anlegen einer „Schreckfarbe", auf die weiter unten noch eingegangen werden soll. Zeigt sich die Schlange uninteressiert, so — man kann nur sagen — schleicht sich das Chamäleon innerhalb des Vivariums bis zu einem Ast, der an Umfang etwa dem eigenen Körperumfang entspricht. Nun verschwindet die Schreckfarbe zugunsten einer rindenfarbenen Tarnfärbung, der Körper wird länger und länger und schmiegt sich an die der Schlange abgewandte Astseite platt an. Diese Tarnfärbung und -haltung wird auch bei Störungen beibehalten, es tritt ein der Katalepsie verwandter Zustand ein, aus dem man das Tier auch nicht durch Kneifen mit der Pinzette oder durch ähnliche Manipulationen erwecken kann. Unter normalen Umständen blähen Chamäleons bei der geringsten Berührung den Hals auf, fauchen und schnappen zu. — Alle diese Vorgänge, das Aufsuchen eines zur Tarnung geeigneten Ortes, das Sich-Strecken, der Farbwechsel, sind so exakt

synchronisiert, alle Bewegungen so „durchdacht" (in der Wirkung auf den Beobachter), behutsam, unauffällig, die Farbanpassung derart vollkommen, daß es mir nicht richtig erscheint, den ganzen Vorgang zu zergliedern und als Summierung von Einzelerwerbungen durch eine Reihe von Mutationen und Selektionsvorgängen zu deuten. Er ist nur als Ganzes arterhaltend, jede der Einzelhandlungen nur ein Teilstück eines in sich geschlossenen Vorganges.

2. Ausgleichende Verhaltensweisen

Wenn, wie wir sahen, auch in den Fällen, in denen Trachtenschutz vorliegt, eine selektive Wirkung erst durch ein die Bevorteilung ausnutzendes Verhalten erzielt wird, so gibt es auf der anderen Seite viele Beispiele dafür, daß die Gefahren, die den Trägern somatischer Trachten drohen, durch Verhaltensweisen kompensiert werden können, die diese Benachteiligungen mildern. Die Unterschiede im Verhalten angepaßter und nicht-angepaßter Tiere sowie das unterschiedliche Verhalten ein und desselben Tieres je nach dem Grad der Einfügungsmöglichkeiten in die Umwelt gehören zu den täglichen Beobachtungen eines in Wüsten- und Steppengebieten arbeitenden Feldzoologen.

Die schwarz-braune Lerche *Pinarocorys nigricans,* ein innerafrikanischer Strichvogel, fällt in der Südwester Landschaft überall auf, wo sie sich auch niederlassen mag. Sie ist aber nur unter Schwierigkeiten und bei Ausnutzung aller Deckungsmöglichkeiten anzupirschen, da sie sich ihres mangelnden Trachtenschutzes „bewußt" ist und frühzeitig das Weite sucht. Somatisch gefärbte Eidechsen und Schlangen halten ebenfalls einen größeren Fluchtabstand in der Natur ein als kryptisch gefärbte. Ist ihnen das in der Gefangenschaft nicht möglich, so z. B., wenn ich eine von ihnen zu Futterzwecken in einen Schlangenbehälter sperre, so tobt diese nicht etwa im Vivarium hin und her, sondern reagiert auf das Erkennen einer Schlange mit spontaner Einstellung jeglicher Bewegung und läßt unter Umständen die Schlange über sich hinwegkriechen, ganz als „wüßte" sie, daß Unbeweglichkeit die beste Art der Tarnung ist. Dieses Gefangenschafts-Verhalten kann nicht durch ein angeborenes Schema festgelegt noch durch Versuch und Irrtum erworben worden sein. Es setzt — wie im o. a. Fall eines auf Selbsttarnung abzielenden Verhaltens des Chamäleons — das Bestehen einer biologisch schwer erfaßbaren „Freizone" für subjektive Entscheidungen voraus.

3. Warnfarben

Gefangenschaftsbeobachtungen an Namib-Echsen bestätigten die Befunde, die in anderen Wüstengebieten gemacht wurden, daß nämlich schwarz gefärbte Tenebrioniden (oder zum mindesten ein Teil derselben) von Reptilien verschmäht werden, sicherlich wegen eines ihnen anhaftenden Ekel g e s c h m a c k e s. (Ein hiesiger Entomologe will beobachtet haben, daß die Eidechse *Eremias undata* auch schwarze Tenebrioniden

aufnimmt, doch muß diese Angabe nachgeprüft werden.) Nach dem Verhalten meiner zahmen Aporosaurer zu urteilen, muß diesen Käfern ein Ekelgeruch anhaften. Die Eidechsen laufen zunächst auf sie zu, drehen aber wenige Zentimeter vor Erreichen des Zieles ab. Sie zeigten das gleiche Verhalten aber auch gegenüber einer grau-weiß gefärbten Tenebrioniden-Art. Es müßte im Experiment bei künstlicher Ausschaltung von Wahrnehmungsmöglichkeiten durch den Geruchssinn ermittelt werden, wie weit das Auge an der Ablehnung der Beute beteiligt ist.

E. Mayr (1951) führt als weitere Beispiele für das Warnmoment bei kontrastgefärbten Wüstenbewohnern zwei von Cott und Meinertzhagen ermittelte Fälle an, denen zufolge ein schwarz-weiß gefärbter Schmätzer der Gattung *Oenanthe* und die unterseits und am Kopf schwarze Trappe *Afrotis atra* durch Ekelgeschmack vor Feindverfolgungen geschützt sind. Der Geschmack des Fleisches des Südwester schwarz-weißen Schmätzers *Oenanthe monticola*, dessen Verbreitungsgebiet sich bis weit in die Namib hinein erstreckt, ist mir nicht bekannt. Ist dieser Vogel durch Ekelgeschmack geschützt, so bleibt zu bedenken, daß der weitaus größte Teil dieser *Oenanthe*-Art, die keine gesonderte Wüstenform ausgebildet hat, im Hochland beheimatet ist, in welchem noch viel buntere Gefiederfärbungen nicht durch Ekelgeschmack geschützt sind. Es mag aber sein, daß die weite Ausbreitung der *Oe. monticola* einem Ekelgeschmack zu verdanken ist und die Ausbildung einer Schutztracht in deckungsloser Wüste durch dieses Attribut überflüssig war. Die mancherorts häufigen silbergrauen Mutanten dieses Vogels, die z. B. in der Gegend von Aus (100 Meilen von der Küste landeinwärts, also schon außerhalb der Namib) an Zahl überwiegen, d. h. unter den allein betroffenen männlichen Tieren, sind mir in der Wüste selbst nirgendwo begegnet. Ihre Gefiederfarbe ist nicht umweltbedingt. — Es gibt aber eine gleich hell gefärbte endemische Namib-Form der Gattung *Oenanthe*, nämlich *Oe. tractrac*. Trotz des Fehlens eines eigentlichen Trachtenschutzes fügt sich dieser stark aufgehellte Vogel in das Bild einer ariden Landschaft hervorragend ein, besonders an Tagen, an denen das Landschaftsbild infolge Einströmens von Seenebeln der Gefiederfarbe dieses Schmätzers „entgegenkommt".

Die in ganz Südwestafrika häufige Trappe *Afrotis afra* schmeckt ebenfalls recht schlecht (wie es von *A. atra* berichtet wird), hat aber sowohl eine aufgehellte Namib-Rasse *(„boehmeri")* wie eine helle Rasse auf dem Kalk der Etoscha-Pfanne *(„etoschae")* ausgebildet. Im übrigen schmecken alle mir bekannten Trappenarten schlecht, haben aber keinen ausgesprochenen Ekelgeschmack.

Manche Tierfarben und Verhaltensweisen werden deshalb als Ergebnis der natürlichen Zuchtwahl gedeutet, weil ihnen arterhaltende Eigenschaften zuerkannt werden, die sie in Wirklichkeit nicht besitzen:

Das „furchterregende" Gebahren unseres *Chamaeleo dilepis*, das mit der Anlage eines auf uns als Schreckfarbe wirkenden Farbkleides gekoppelt ist und sich im Aufblähen der Kehle, dem Ausstoßen von Fauchtönen und einer Vergrößerung der Breitseite durch Zusammenpressen der

Rippen kundtut, wirkt nur auf den *Homo sapiens* furchterregend. Auf den Hauptfeind dieses Chamäleons, die Baumschlange *Dispholidus typus*, wirkt es hochgradig stimulierend. Alle hier ansässigen Eingeborenenstämme reagieren auf den Anblick eines Chamäleons mit Entsetzen. Kommt noch die Schreckstellung hinzu, so suchen sie das Weite. Ihre durch nichts zu überwindende Scheu, ein Chamäleon mit der Hand zu ergreifen, mag seinen Grund darin haben, daß diese Tiere zielsicher mit ihren scharfen Krallen an den zusammengewachsenen Zehen nach allem greifen, was ihnen Gewalt anzutun droht, und daß es in der Tat Mühe macht, sich von dem schmerzhaften Zugriff dieser ihrer Greifzangen zu befreien. Die Baumschlangen dagegen spielen mit einem Chamäleon, sobald es in Schreckstellung geht, wie die Katze mit der Maus und der Sekretär-Vogel mit der Kobra-Schlange, die sich ihm mit verbreiterten Halsrippen zum Kampfe stellt. Sie reizen es, bevor sie zubeißen, minutenlang zu immer neuen Abwehrhandlungen, indem sie sich ihm behutsam mit dem Kopfe nähern und ein Zuschnappen herausfordern, dem sie dann blitzschnell ausweichen. Ist ihr Beutetrieb genügend stimuliert, so fassen sie zu, lassen aber in den meisten Fällen die Beute sofort wieder fallen, um sich einem möglichen Zugriff der Greifzangen zu entziehen und Zeit verstreichen zu lassen, damit das relativ schwache Gift der weit hinten im Gaumen sitzenden Giftzähne wirken kann. Nach Ablauf weniger Minuten wird dann das stark gelähmte Beutetier in der üblichen Weise — Kopf voran — verschlungen.

Das Zeigen einer Schreckfarbe und die Schreckstellung des *Chamaeleo dilepis* sind lediglich Reaktionen des sich selbst erschreckenden Tieres. Sie haben keinerlei Selektionswert.

4. Trachtenschutz-Erwerb als Vorgang

a) Die Feindauslese in der Natur

Meines Erachtens führen alle Ausführungen zum Thema „Feindauslese", die sich nicht gleichzeitig mit der Frage des Vorhandenseins von Feinden beschäftigen, ein Eigenleben, mögen sie auch noch so scharfsinnig abgefaßt sein und noch so eindringlich auf die riesigen Zeitspannen verweisen, die der Evolution der jetzt lebenden Formen zur Verfügung gestanden haben. Unmögliches, wie die Herauszüchtung von Farbrassen in feindfreien Gebieten durch „Feindauslese", kann nicht dadurch zur Möglichkeit werden, daß man diesem Vorgang eine Anlaufszeit von 100 000en von Jahren zubilligt.

In einer früheren Abhandlung über das Anpassungsproblem (Hoesch, 1956) hatte ich als Beispiel für das Vorkommen gut angepaßter Tierformen in feindfreien Gebieten u. a. die Zwerg-Otter *Bitis peringueyi* angeführt, die trotz ihres hervorragenden Tarnschutzes die längste Zeit des Tages unter dem Sande des küstennahen, feindfreien Teiles der Namib-Wüste lebt. Einen weiteren Nachweis für die Ausbildung einer hochgradig angepaßten Umgebungstracht im gleichen Gebiet erhielt ich in diesem Jahr bei

einer genauen Untersuchung der Tiervorkommen in den Wanderdünen zwischen Walvis Bay und Swakopmund an der Atlantik-Küste. Die spärliche Tierwelt dieses vegetations- und deckungslosen Gebietes besitzt die denkbar kleinste ökologische Valenz. Die Zwischengebiete zwischen den Dünen, die einer schwachen Vegetation Daseinsmöglichkeit bieten, sind schon von anderen Tierformen, z. B. den oben erwähnten Zwerg-Ottern, bewohnt. Auf den Dünen selbst fand ich neben einigen seltenen Tenebrioniden an Wirbeltieren nur eine einzige Echse, die *Aporosaura anchietae.* Die Tiere leben auf der Lee-Seite der Dünen, über die jahraus jahrein der Südwestwind bläst. Der Sand auf diesen windabgewandten, meist steilen Osthängen liegt so locker, daß es einem erwachsenen Menschen infolge zu hohen Eigengewichts schwer fällt, solche Dünen zu erklettern. Die bestens in der Färbung an den rötlichen Sand angepaßten, mit einer zierlichen schwarzen Zick-Zack-Zeichnung geschmückten Aporosaurer leben — gleich den oben erwähnten Zwerg-Ottern — mehr unter als auf dem Sande. Wenn man die Oberfläche des Dünenhanges nach frischen Spuren mit dem Auge absucht und bis ans Ende verfolgt, kann man hin und wieder das Köpfchen eines dieser kleinen Echsen hervorschauen sehen. Es mutet an wie eine Miniatur-Ausgabe eines Krokodilschädels und ist in seinem Bau auf ein schnelles Einwühlen in den lockeren Dünensand abgestimmt. Es ist mir im Verlauf der drei Wochen, die ich an der Küste verbrachte, nicht gelungen, irgendeinen Feind nachzuweisen, der für eine Auslese der weniger gut angepaßten Individuen in Frage käme. Er hätte auch, da die Tierchen — wie gesagt — den größten Teil des Tages unter der Sandoberfläche verbringen, wenig Chancen. Ihr einziger „Feind" war in der Zeit meines dortigen Aufenthaltes mein neunjähriger Sohn, der dank seines geringeren Körpergewichts die Dünen erklettern, frische Spuren aufnehmen und an deren Ende nach und nach zehn Tiere ausbuddeln konnte.

Die Haltung dieser kleinen Echsen in Gefangenschaft, die aber im Hochland nur eine begrenzte Zeit möglich ist, zeigte, wie weitgehend bei ihnen die Anpassung an ihren einseitigen Biotop sich in ihrem Verhalten ausgewirkt hat. Sie leben in einem Gebiet starker Nebelniederschläge. Da es dort aber nur ca. 18 mm im Jahr regnet, und das in ihrem engeren Lebensraum auch im Falle von Niederschlägen eine Ansammlung von offenem Wasser unmöglich ist, kennen sie Wasser nur in der Form von Tautropfen. Im Umgang mit offenem Wasser haben sie keinerlei Erfahrung. Das mußte ich zu meinem Leidwesen erfahren, als ich den Tierchen später im Inlande als Ersatz für den Seenebel und die höhere Luftfeuchtigkeit an der Küste eine flache Schale mit Wasser in ihren Behälter stellte. Obwohl der Wasserstand in dem Napf knapp ein Zentimeter hoch war, ist mir gleich am ersten Tag ein Tier ertrunken. Wie sich durch spätere Beobachtungen herausstellte, einfach deshalb, weil es nicht „wußte", daß man in offenem Wasser die Nasenlöcher über dem Wasserspiegel halten muß, will man am Leben bleiben. Geriet eins der Tiere beim Durchqueren des Vivariums in den Wassernapf, so leckte es gierig die Tropfen am Rande ab, wußte

aber mit dem Wasser selbst nichts anzufangen. Um weitere Verluste zu vermeiden, gab ich ihnen späterhin zusätzliche Feuchtigkeit nur in Form von nassem Sand.

Auch wissen diese Tierchen nicht, daß es natürliche Hindernisse und überhaupt irgendwelche Grenzen gibt. Ihre Umwelt sind die stein- und vegetationsfreien, endlosen Wanderdünen, endlos im Vergleich zur eigenen Körpergröße. Sie finden sich auch bei längerer Gefangenschaftshaltung nicht mit dem Zustand einer Begrenzung ihrer Bewegungsfreiheit ab, obwohl sie alles andere als scheu sind. Sie werden sogar viel schneller als alle anderen Eidechsen handzahm und fressen Mehlwürmer vom ersten Tag ab. Die Mehrzahl meiner gekäfigten Aporosaurer war auch tagsüber in dem von der Küste mitgenommenen Dünensand verkrochen, einige guckten mit dem Kopf hervor, der Rest lief ununterbrochen die Lichtseite des Vivariums ab und mir ohne Scheu auf die Hand, die für sie kein Gefahrenbegriff war. Ein solches Verhalten konnte ich bei keiner unserer Inland-Echsen beobachten.

Bei dem Phänomen des Trachtenschutzes der warmblütigen Wirbeltiere der Namib-Wüste stehen wir vor dem gleichen Problem wie bei der Schutzfärbung der Reptilien. Gerade die nüanciertesten Farbübereinstimmungen von Körperfarbe und Untergrund (wie z. B. bei den Lerchen *Ammomanes grayi* und *Calandrella cinerea spleniata* und der Wüstenmaus *Gerbillus gerbillus)* finden wir in dem küstennahen Teil der Namib, in welchem keinerlei Anhaltspunkte für ein gleichzeitiges Vorkommen von Raubvögeln und Eulen zu ermitteln sind, und aus dem in keiner Balgsammlung Belegstücke von Raubvögeln noch Eulen vorliegen. Die wenigen dort lebenden Schakale kommen aber für eine Auslese, die dem Trachtenschutz zugute kommen konnte, kaum in Betracht, da wahrscheinlich (nach J. Huxley) alle Säugetiere mit Ausnahme der Primaten farbenblind sind. Sie spielen aber bestimmt eine große Rolle in dem Ausleseprozeß, der das umweltangepaßte Verhalten kontrolliert.

b) Die Feindauslese im Experiment

Die von Lee R. Dice (1947) durchgeführten Auslese-Versuche mit Eulen (als Feind) und Mäusen der Gattung *Peromyscus* (als Beutetier) haben einwandfrei erwiesen, daß von unterschiedlich gefärbten Rassen der gleichen Art diejenigen einen selektiven Vorteil haben, die sich am weitgehendsten der Farbe des Untergrundes anpassen. Ohne den Wert dieser Versuchsergebnisse verkleinern zu wollen, muß doch betont werden, daß solche optimalen Auswahl-Möglichkeiten in der freien Natur niemals vorkommen. Zweifellos wären die kontrastgefärbten Individuen ein und derselben Art, wenn sie das gleiche Gebiet bewohnten, einem stärkeren Selektionsdruck ausgesetzt als die angepaßten, denn sie alle haben das gleiche arteigene Verhalten und ihre nächtliche Aktivität beginnt zur gleichen Stunde. In der freien Natur aber müssen Eulen unter unterschiedlich gefärbten Kleinsäugern wählen, die verschiedenen Arten angehören, sich in ihren Verhaltensweisen voneinander unterscheiden und somit unterschiedliche Mög-

lichkeiten haben, selektive Nachteile zu kompensieren. Prof. Dice's interessante Ermittlungen über die Schwankungen in der Selektions-Intensität bei unterschiedlicher Beleuchtung und über die für Eulen gegebenen Möglichkeiten, sich in vegetationsarmen Gebieten auch bei völliger Finsternis nur nach dem Gehörsinn zu orientieren und auch dann Beute zu schlagen, schaffen unterschiedliche Auslese-Voraussetzungen. In der Namib z. B. verlassen die nachtlebenden Gerbillen ihre Baue früher des Abends als Tiere der Gattungen *Rattus (Aethomys)* und *Petromyscus*. Eine zu früher Nachtstunde den Bau verlassende, gut angepaßte Art wird häufig einer stärkeren Bedrohung ausgesetzt sein als eine schlecht angepaßte, aber zu späterer Nachtstunde aktiv werdende Form des gleichen Wohngebiets. In den Gewöllen unter einer von *Tyto alba* bewohnten Felshöhle in der Namib waren die leicht kenntlichen Gerbillenschädel am stärksten vertreten, meiner Ansicht nach einfach deshalb, weil die Gerbillen als Flächentiere für die Eulen viel leichter zu erbeuten sind als die felsbewohnenden *Aethomys*- und *Petromyscus*-Tiere. Im Magen einer in der Nähe dieser Höhle geschossenen Schleier-Eule befanden sich überhaupt keine Reste von Kleinsäugern, sondern nur — Taranteln und Walzenspinnen.

Alles in allem will mir scheinen, daß das Experiment niemals mit denselben Auslesebedingungen arbeiten kann, mit denen das Beuteschlagen unter natürlichen Umweltsbedingungen vor sich geht. Auch haftet allen Gefangenschaftsversuchen die Gefahr an, daß die Beutetiere ihre Verhaltensweisen bereits abgeändert haben und keine Scheu mehr davor empfinden, „auf dem Präsentierteller zu sitzen".

c) Einfluß der Umwelt auf den Anpassungsvorgang

Es wurde a.a.O. (Hoesch 1956) bereits ausgeführt, daß Einflüsse des Klimas im Sinne der Gloger'schen Klima-Regel für einige Fälle der Aufhellung des Haar- bzw. Federkleides offenbar mitbestimmend sind. E. Hall kommt bei der Bearbeitung der amerikanischen Wiesel zu einem gleichen Ergebnis (aus Mayr 1952). In zehn Subspecies-Fällen nimmt die Färbungs-Intensität des Haarkleides mit fallender Niederschlagsmenge ab. Es fehlen aber in dieser Veröffentlichung — soweit ersichtlich — Angaben über die Bodenfarbe der Fundorte. — Es besteht aber kein Zweifel, daß — nicht nur in Südwestafrika, sondern sicherlich auch in Ländern mit ähnlichen ökologischen Verhältnissen — die Gültigkeit dieser Klima-Regel in dem Augenblick erlischt, in welchem sie Kontrastfärbungen zwischen Tier und Untergrund zwangsläufig machen würde. Alle Bodentiere des südwestafrikanischen Etoscha-Gebietes, in dem 25 mal so viel Regen fällt wie im küstennahen Teil der Namib, sind noch heller gefärbt als die Namib-Rassen der gleichen Rassenkreise, weil sie sich dem kalkfarbenen Untergrund der Etoscha-Pfanne anpassen mußten, um leben zu können.

Einen Beweis dafür, daß bei der Festlegung der Körperfarbe auch Umweltsfaktoren eine Rolle spielen können, brachte das Studium der Zusammenhänge bei dem schwarzen Zeichnungsmuster des Russenkaninchens. Das Gen, welches das schwarze Pigment in den Extremitäten dieses

Nutzkaninchens aufbaut, kann dies nur unter bestimmten Temperaturbedingungen tun. Es findet solche Bedingungen in den Körperextremitäten mit ihren niedrigeren Temperaturen vor, wirkt sich aber auch an anderen Körperstellen aus, wenn das Tier als Ganzes einer niedrigeren Temperatur ausgesetzt wird. Es ist denkmöglich, daß die Artaufspaltung in farbangepaßte Rassen ebenfalls von einem Zusammenwirken zwischen Genen und besonderen Umweltsbedingungen gesteuert wird. Aber diese Fähigkeit, auf Umweltreize plastisch (unter Ausschaltung des Zufalls) in einer der Arterhaltung dienlichen Form zu reagieren, müßte im Bauplan der Art fixiert sein.

Möglich ist auch eine Farbanpassung durch langsamen „morphologischen Farbwechsel". Vom Auge aufgenommene und dem Zentralnervensystem zugeleitete Umweltreize können dadurch eine vermehrte oder verminderte Pigmentbildung herbeiführen, daß sie an eine Drüse weitergeleitet werden, die ein bestimmtes Hormon in unterschiedlicher Menge in die Blutbahn entleert.

Diese Möglichkeiten einer Farbanpassung sind aber nur gegeben, wenn der Nachweis erbracht werden kann, daß die Farben der zur Rassenaufspaltung tendierenden Arten nicht erbfest sind und daß nur die Fähigkeit, auf Umweltreize plastisch zu reagieren, erblich fixiert ist. Dies nachzuprüfen durch Haltung von Farbvarianten der gleichen Species unter extrem verschiedenen Umweltsbedingungen, mit und ohne Möglichkeit einer Feindselektion, also im Freiland wie im Käfig, erscheint mir als eine wichtige Vorarbeit für die Klärung des Anpassungsproblems.

Schlußwort

Das Anpassungsproblem ist m.E. nicht zu lösen, wenn eine streng mechanistische Erklärung der lebendigen Mannigfaltigkeit als alleiniger Ausgangspunkt dient. Es ist schwer vorstellbar, daß die sichtbar wirkenden Kräfte des Evolutionsprozesses: Mutation plus Selektion plus Isolation plus Zeit den Trachtenschutz bodenlebender Tierformen auch in den Fällen zustande brachten, in denen keine Feind-Auslese nachweisbar und für den Träger der Schutztracht keinerlei Nutzen aus dem Erwerb dieser Schutztracht entstanden ist. Mutationen sind, um ein Wort J. Huxley's zu gebrauchen, „Zufallsangelegenheiten", also Produkte des Würfelbechers, ohne schöpferischen Gehalt. Ohne ein schöpferisches Element, welches den Mechanismus des Evolutionsvorganges belebt und das vielleicht biologisch überhaupt nicht restlos erfaßbar ist, erscheint mir die Evolution des Organischen nicht denkbar.

Die Feindauslese dient in erster Linie der Befriedigung des Selbsterhaltungstriebes beutehungriger Feinde. Schlecht angepaßte Beutetiere fallen diesem Trieb leichter zum Opfer als gut angepaßte, vorausgesetzt, daß keine kompensierenden Verhaltensweisen die Benachteiligungen eines fehlenden Trachtenschutzes ausgleichen.

Die Verhaltensweisen, mit denen wir es bei der aktiven Anpassung des Tieres an seine Umwelt zu tun haben, können durch Erforschung der physiologischen Seite des Verhaltens nicht erschöpfend gedeutet werden. Es besteht noch ein für subjektive „Entschlüsse" offener Spielraum in den angeborenen und durch Lernvorgänge erworbenen Handelsweisen. Der nestbauende Vogel ist zwar bei der Auswahl des Nistmaterials und der Ausformung der Nestmulde an ein Schema gebunden. Er muß aber sein Verhalten bei der Verankerung des Nestganzen an die Unterlage von Fall zu Fall ohne ererbtes oder erlerntes Schema durch eigene Entschlüsse festlegen. Diese „Freizone" in den Verhaltensweisen setzt das Tier in die Lage, sich umweltgerecht zu verhalten und Benachteiligungen in Gestalt und Färbung auszugleichen.

Mir will scheinen, daß die Anpassungsfrage nur vom Blickpunkt der Ganzheit von Lebensraum und Lebensgemeinschaft aus gelöst werden kann. Das Problem der Wechselwirkungen zwischen Tierwelt und Umwelt umschließt die Frage nach dem Wesen des Anpassungsschutzes. Der Kampf ums Dasein hat lediglich die Funktion, das ökologische Gleichgewicht innerhalb der Einheit von Lebensraum und Lebensgemeinschaft zu überwachen und eine Erstarrung dieses Gleichgewichtszustandes zu verhindern. Die Ausnutzung extrem einseitiger Biotope als Lebensraum ist nur Tieren möglich, deren Anpassungs-Plastizität groß genug für eine Eingliederung in die extreme Umwelt ist. Solche Anpassungsvorgänge, wie wir sie z. B. bei den in der Namib lebenden Populationen des Frosches *Phrynomerus annectens* bestätigt finden, die nach einem starken Regen — oft dem einzigen im ganzen Jahr — ihre im aridesten Gebiet liegenden Schlupfwinkel verlassen, innerhalb weniger Stunden zu Tausenden die Erosionsbecken der Inselberge füllen und dort in der gleichen Nacht ihren Laich ablegen, um nach wenigen Tagen wieder — oftmals für den Rest des Jahres — in Klippenspalten vor einer erbarmungslosen Sonne Schutz zu suchen, solche Anpassungsmöglichkeiten müssen im Bauplan des Tieres vorgesehen und durch eine Plastizität des Erbgutes ermöglicht worden sein. Die Existenzmöglichkeit dieser Frösche unter solch extremen Umweltsbedingungen war die selbstverständliche Voraussetzung dafür, daß Ausgangsmaterial vorhanden war, an dem eine Selektion anfassen und sich in den Evolutionsfortgang einschalten konnte.

Dice, Lee R., (1947): Effectiveness of Selection by Owls of Deer Mice *(Peromyscus maniculatus)* which contrast in color with their background. Contributions from the laboratory of vertebrate biology, number 34.

Hoesch, W., (1956): Das Problem der Farbübereinstimmungen von Körperfarbe und Untergrund. Bonner Zoologische Beiträge, Heft 1 bis 3.

Huxley, J., (1953): Evolution in Action. Deutsche Übersetzung. Fischer Bücherei, Frankfurt/M.

— (1951): Speciation in Birds. Proceedings of the 10. Int. Ornith. Congress, 1950.

Mayr, E., (1952): Evolution, Vol. 6/4, p. 451.

— (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. Evolution, Vol. 10/1.

Anschrift des Verfassers: W. Hoesch, Okahandja, SW-Afrika, P. O. Box 110.

2



F a r b - u n d G e s t a l t - P h a s e n b e i *Chamaeleo dilepis*

(Alle drei Aufnahmen geben das gleiche Tier wieder).

Bild 1: Kontrast-Färbung ohne Beziehung zum Untergrund, aber infolge Auflösung der Körper-Konturen umweltbezogen.

Bild 2: Der Vorgang der aktiven Anpassung an die Unterlage durch Gestalt- und Farbwechsel. (Die hellen Seitenstreifen verschwinden erst im Stadium des Anschmiegens an den Zweig.) S. Text.



1 3

Bild: 3: „Warnfarbe" und „Schreckstellung" (näheres im Text). Als Auslöser diente (aus Rücksicht auf den Photographen) eine nur schwach giftige, für den Menschen ungefährliche *Psammophis sibilans*, die keine Chamäleons erbeutet. Bei einer Gegenüberstellung dieses Chamäleons mit einer *Dispholidus typus*, seinem Hauptfeind, treten alle Schreckmerkmale (Tüpfelung, Aufblähen des Kehlsackes usw.) stärker hervor.